Сезонна мінливість крилового малюнка синявця Polyommatus icarus (Lepidoptera, Lycaenidae). Артем'єва О. О.— Вестн. зоол., 1992, № 4.— Встановлено закономірну редукцію елементів крилового малюнка, яка наближається до типу «persica», і яка набуває в популяціях максимального значення в липні.

Wing-Pattern Seasonal Variation in Polyommatus icarus (Lepidoptera, Lycaenidae). Artemyeva E. A.— Vestn. zool., 1992, N 4.— The frequency of "persica" phenotype with reduced wing-pattern elements regularly increases in high latitude summer generation populations (July).

УДК 619:591.4+636.52+611.7

В. Ф. Сыч

О РОЛИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ КОРРЕЛЯЦИЙ В СТАНОВЛЕНИИ АБЕРРАНТНЫХ ТИПОВ СТРОЕНИЯ ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА У КУРООБРАЗНЫХ

Среди особенностей морфологии локомоторного аппарата курообразных (Galliformes) наибольшее внимание исследователей привлекли две: каудальное смещение, в сравнении с представителями других отрядов, грудины и, особенно, киля, а также форма таза. Предполагалось, что строение грудины курообразных связано с потребностью в каудальном направлении тяги грудных мышц (Гладков, 1939), или необходимостью приближения большого зоба к центру тяжести тела (Штегман, 1950). Предположение Н. А. Гладкова (1939) не нашло функционального объяснения, а вывод Б. К. Штегмана (1950) оказался ошибочным, так как якобы освобожденное килем пространство в действительности заполнено грудной и надкоракоидной мышцами, отходящими от грудинно-коракоидно-ключичной перепонки (Сыч, 1983). Если сужение таза у быстро бегающих фазановых соответствует в целом общим закономерностям адаптации к быстрому бегу, тем более в случаях обитания в густых травянистых зарослях, то его расширение у тетеревиных не находит обоснованного объяснения до настоящего времени.

В результате комплексного морфофункционального и морфоэкологического исследования органов локомоции представителей всех семейств Galliformes (Megapodiidae, Cracidae, Numididae, Meleagrididae, Phasianidae, Tetraonidae) нами установлено, что формирование двух основных филогенетических ветвей отряда — подотрядов Megapodi и Phasiani предопределилось адаптивными преобразованиями локомоторного аппарата их предковых форм (Сыч, 1990). В пределах каждого из подотрядов нами выделены обладатели наиболее резко уклоняющихся (аберрантных) по морфологической конструкции типов локомоторного аппарата, соответственно представители Cracidae и Tetraonidae. Первые характеризуются сравнительно коротким основанием грудины и высоким килем, суженным каудальным отделом основания грудины и небольшой (для курообразных в целом) шириной таза. Последние отличаются наиболее длинным и широким основанием грудины, не только не суженным, как у первых, но и расширенным в каудальном отделе из-за удлинения и более выраженной латеральной ориентации каудолатеральных отростков, а также наиболее широким тазом. Примечательно, что те и другие имеют мощно развитую мускулатуру аппарата локомоции, относительная масса которой приближается к пределам, известным для класса птиц в целом, однако ее распределение между грудной и тазовой конечностями характеризуется принципиальными различиями (табл. 1). Если у Cracidae мускулатура главной конечности лишь в 1,35—1,78 раза тяжелее мускулатуры тазовой, то у Tetraonidae соответствующий показатель составляет 2,92—7,60.

Таблица 1. Индексы относительной массы мускулатуры локомоторного аппарата

Семейство, вид	P_t	P_c	P_t/P_c	P_r
Cracidae				
Crax fasciolata	22,32	16,48	1,35	4,11
Pipile pipile	29,52	16,61	1,78	3,75
Tetraonidae				
Lyrurus tetrix	30,98	9,76	3,17	2,43
Lagopus lagopus	30,69	8,06	3,81	2,12
L. mutus	31,12	8,47	3,67	2,41
Tetrastes bonasia	40,38	5,31	7,60	1,25
Bonasa umbellus	34,21	6,00	5,70	1,45

Примечание: P_t — отношение массы мышц грудной конечности к массе тела, %; P_c — отношение массы мышц тазовой конечности к массе тела, %; P_t/P_c — отношение массы мышц грудной конечности к массе мышц тазовой конечности; P_r — отношение массы ретракторов бедра к массе тела.

Увеличение относительной массы мускулатуры летательного аппарата у Tetraonidae являлось в соответствии с результатами наших исследований (Сыч, 1985, 1990) составной частью комплекса адаптивных преобразований к более продолжительным перелетам, обусловленным освоением предками Tetraonidae новой адаптивной зоны — высокоширотных аркто-третичных лесов с более жесткими условиями обитания (Потапов, 1978, 1981). Соответствующие преобразования мускулатуры включали развитие максимально выраженной среди Galliformes статичности макроструктуры многосуставных мышц свободной конечности, снижение удельного содержания в основных летательных мышцах белых (W) волокон и увеличение в них относительного количества промежуточных (I) и красных (R) волокон.

Изменение соотношения массы мускулатуры грудной и тазовой конечностей могло решающим образом сказаться на положении центра тяжести тела, а с учетом того, что птицы, в отличие от других позвоночных, используют и в процессе полета, и в процессе наземной локомоции только одну пару конечностей, также и на экономичности локомоции. Механизм этого влияния обусловлен изменением вращающего момента сил, дестабилизирующих позу, в связи с тем, что центр тяжести тела птицы расположен между плечевыми и тазобедренными суставами, являющимися точками передачи реакции опорного субстрата (давления почвы или воздуха) на туловище.

Естественно предположить, что в случаях с одинаковой конструкцией туловища, центр тяжести Tetraonidae был бы значительно смещен в краниальном направлении, в сравнении с таковым Cracidae. Это привело бы к увеличению вращающего момента, стремящегося опрокинуть туловище вперед. Поскольку ему противодействуют мышцы, соединяющие таз с бедром и голенью (ретракторы бедра и сгибатели голени), которые у Tetraonidae значительно слабее, чем у Cracidae (табл. 1), то характерная для Cracidae форма туловища оказалась бы крайне невыгодной для Tetraonidae. Тем более при передвижении в кроне деревьев (прерывистому и неустойчивому субстрату), предъявляющему более жесткие требования к оптимальному положению центра тяжести.

Поэтому резкое усиление грудной мускулатуры у Tetraonidae не обусловило, вопреки ожиданиям, увеличение у них высоты киля грудины и другие изменения, связанные с потребностью в дополнительной площади начальной фиксации грудной мускулатуры. У Tetraonidae произошло удлинение грудины и особенно ее латеральных краев за

Таблица 2. Индексы морфометрии скелетных элементов летательного аппарата

Семейство, вид	$St_2/Cr+St_1$	$St_3/Cr+St_1$	St_1/Tr
Cracidae			
Crax fasciolata	0,30	0,20	0,75
C. globulosa	0,30	0,12	0,78
Pipile pipile	0,27	0,21	0,64
Tetraonidae			
Lyrurus tetrix	0,33	0,31	0,91
Lagopus lagopus	0,38	0,35	0,86
L. mutus	0,40	0,36	0,84
Tetrastes bonasia	0,37	0,33	1,03
Bonasa umbellus	0,48	0,34	1,07

Примечание: St_1 — длина основания грудины; Cr — длина коракоида; Tr — длина трункуса; St_2 — ширина основания грудины на уровне дистальных концов грудных отростков; St_3 — ширина грудины на уровне каудальных концов каудолатеральных отростков.

счет изменения формы краниолатеральных отростков, а также расширение грудины и, в первую очередь, ее каудального отдела из-за удлинения и более латеральной ориентации каудолатеральных отростков. Такие преобразования способствовали перемещению центра тяжести в каудальном направлении. В результате каудальный отдел грудины расширился у Tetraonidae настолько, что приблизился к ширине грудины в области грудных отростков (табл. 2), чем они резко отличаются от Cracidae. Если последние характеризуются сравнительно коротким основанием грудины и высоким килем, суженным каудальным отделом основания грудины, то Tetraonidae отличаются наиболее длинным и широким основанием грудины, не только не суженным, но и расширенным в каудальном отделе из-за удлинения и более выраженной латеральной ориентации каудолатеральных отростков. О глубине различий формы грудины Cracidae и Tetraonidae свидетельствуют индексы длины грудины по отношению к трункусу и относительной ширины грудины на уровне каудальных концов каудолатеральных отростков (табл. 2).

Кроме указанных различий Cracidae характеризуются небольшой, а Tetraonidae максимальной (в пределах отряда Galliformes) шириной таза. Следствием изменения формы грудины Tetraonidae явилась более параллельная тазу ее ориентация, вызванная уменьшением угла между коракоидом и основанием грудины и увеличением кривизны краниального отдела последнего. Итогом такого изменения следует рассматривать подведение грудины под таз у Tetraonidae, а общим результатом отмеченных преобразований формы туловища — увеличение длины участка взаимного перекрытия грудины и таза в дорсовентральной проекции при горизонтальном положении тела.

Проксимальный отдел голени Tetraonidae перемещается в процессе ретракции бедра и сгибания в коленном суставе латеральнее каудолатеральных отростков грудины. Поэтому сохранение оптимального угла отведенного положения бедра в процессе его протракции-ретракции было невозможным без удаления ацетабулярного углубления от сагиттальной плоскости, т. е. без расширения дорсального отдела таза.

В условиях ограниченных возможностей «наращивания» относительной массы локомоторных мышц (Hartman, 1961) усиление мускулатуры летательного аппарата Tetraonidae могло осуществляться только при условии ослабления мускулатуры тазовой конечности. Последнее действительно отмечено нами у Tetraonidae (табл. 1) и мы рассматриваем

его как составную компромиссного ответа на одновременное влияние противоречивых требований отбора в процессе приспособления Tetraonidae к условиям листопадности и образования снежного покрова. Определяющей в выборе направления морфофункционального преобразования аппарата двуногой локомоции стала, вероятнее всего, жесткость корреляций между системами летательного аппарата и аппарата двуногой локомоции, которая резко ограничивала возможности усиления летательных мышц, не сопровождающегося ослаблением мускулатуры тазовой конечности. Осуществление последнего, в свою очередь, обусловило относительное укорочение тазовой конечности (особенно tarsometatarsus) и развитие более выраженной статической структуры мышц, хотя бы частично компенсирующего уменьшение физиологического поперечника мускулатуры, связанного с уменьшением ее массы. Такие морфологические преобразования тазовой конечности Tetraonidae стали составной частью адаптивного ответа на изменившиеся условия двуногой локомоции, включавшей ходьбу по поверхности земли и глубокому снегу, преодоление препятствий на пересеченной местности (буреломы, валежник), обхватывающе-лазающее передвижение в кронах деревьев и ходьбу вдоль толстых ветвей. Комплекс указанных морфологических преобразований тазовой конечности обусловил ее морфофункциональную универсализацию, которую мы рассматриваем вторичной в эволюции Galliformes (Сыч, 1990).

Эволюция предков современных Cracidae отличалась глубокой адаптацией к быстрому и эффективному передвижению в кронах деревьев посредством прыжков и обхватывающего лазания, используемого как в процессе кормления, так и эффективного ухода от хищников. В результате специфика поведения в случае возникновения опасности современных Cracidae сводится к высокому прыжку на нижнюю ветвь ближайшего дерева и последующей серии прыжков по ветвям в направлении вершины и, лишь в редких случаях, дальнейшему полету на короткое расстояние с использованием продолжительных фаз планирования (Bent, 1932; Berndt, Meise 1962; Wetmore, 1965). Резкое увеличение нагрузки на аппарат двуногой локомоции при передвижении посредством прыжков (Познанин, 1961; Hayes, Alexander, 1983), тем более по направлению вверх и особенно у крупных животных (Taylor, Heglund, Maloiy, 1982) стало, на наш взгляд, причиной значительного усиления его мускулатуры, реализация которого коррелировала в эволюции Cracidae с ослаблением мускулатуры их летательного аппарата (табл. 1). Последнее являлось составной частью адаптивных преобразований органов полета по пути утраты стремительного взрывообразного взлета и сохранения способности к непродолжительным перелетам с преимущественным планированием (Сыч, 1990).

Изложенное позволяет заключить, что скелетно-мышечные системы органов летательного аппарата и аппарата двуногой локомоции курообразных и, по-видимому, других представителей класса птиц характеризуются установившимися морфофункциональными корреляциями, резко сужающими возможности независимых преобразований в каждом из них. Поэтому наиболее широко используемый выбор в качестве объекта морфологических, физиологических и морфоэкологических исследований только органов одного аппарата, мотивируемый альтернативностью использования в процессе полета или наземной локомоции только одной пары конечностей, следует считать недостаточно обоснованным.

Гладков Н. А. Мог ли археорнис летать? // Сб. тр. зоол. муз. Моск. ун-та.— 1939.— 5.— С. 53—63.

Познанин Л. П. О значении различных способов передвижения в эволюции птиц // Экология и миграции птиц Прибалтики.— Рига: Изд-во АН Латв. ССР, 1961.— С. 345—351.

Потапов Р. Л. Основные этапы эволюции семейства Tetraonidae // Морфология, систематика и эволюция животных.— Л., 1978.— С. 29—30.
Потапов Р. Л. Семейство тетеревиных птиц, Tetraonidae, мировой фауны (эколого-морфологический анализ, систематика, филогения, эволюция, практическое значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1981.— 35 с.
Сыч В. Ф. Морфофункциональные особенности вентро-торакального комплекса мышц фазановых и тетеревиных птиц (Galliformes; Phasianidae, Tetraonidae) // Зоол. журн.— 1983.— **62**, № 11.— С. 1701—1708.
Сыч В. Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц.— Киев: Наук. думка, 1985.— 172 с.
Сыч В. Ф. Морфология локомоторного аппарата куриных птиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Казань, 1990.— 33 с.
Штегман Б. К. Функциональное значение особенностей строения грудины у куриных птиц // Памяти акад. П. П. Сушкина.— М.; Л., 1950.— С. 129—134.
Berndt R., Meise W. Naturgeschichte der Vögel.— Stuttgart: Kosmos, 1962.— Bd. 2.— 679 s.
Bent A. C. Life histories of North American Gallinaceous birds // Smith. Inst. Nat. Mus. Bull.— 1932.— **162**.— 490 p.
Hayes G., Alerander R. McN. The hopping gaits of crows (Corvidae) and other bipeds // J. Zool., 1983.— **200**, N 2.— P. 205—213.
Hartman F. A. Locomotor mechanisms of birds // Smith. Misc. Coll.— 1961.— **143**, N 1.— P. 1—91.
Taylor C. R., Heglund N. C., Maloiy G. M. O. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. 1. Metabolic energy consumption us a function of speed and body size in mammals and birds // J. Exp. Biol.— 1982.— **97**.— P. 1—21.
Wetmore A. The birds of the Republic of the Panama.— Washington: Smithonian Institution, 1965.— 483 p.

Филиал Московского университета
(432000 Ульяновск)

Получено 04.12.91

Про роль морфо-функціональних кореляцій в утворенні аберантних типів будови локомоторного апарата у Galliformes. Сич В. Ф.— Вестн. зоол., 1992, № 4.— Виділено два аберантних типи будови локомоторного апарата, властиві Cracidae та Tetraonidae. Розглянуто адаптивні аспекти їх еволюційного становлення. Наведено докази на користь обмеженості можливостей незалежних адаптивних перетворень літального та наземного локомоторних апаратів, пов'язаних жорсткими морфо-функціональними кореляціями.

On the Role of Morpho-Functional Correlations in Aberrant Locomotory System Appearance in Galliform Birds. Sych. V. F.— Vestn. zool., 1992, N 4.— Two aberrant types of the locomotory system are recognized: Cracidae-type and Tetraonidae-type. Adaptive aspects of their evolutionary establishment are considered. Possibilities of independent adaptive changes in flight and terrestrial locomotory systems are suggested to be limited by strong mutual morpho-functional correlations.

УДК 591.472

С. В. Пасечник

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА СЛЕПЫШЕЙ

Целью исследований было уточнение функциональной роли ложной суставной ямки на черепе слепышовых, а также выяснение возможных путей адаптогенеза челюстного аппарата *Spalax* в ряду грызунов в связи с усилением роющей деятельности.

Материал и методика. Материалом для исследований послужили представители семейства слепышовых, а также некоторые другие виды грызунов: *Rattus norvegicus, Rhombomys opinus, Ellobius talpinus, Cricetus cricetus.* Часть материалов была взята из фондов Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена, часть получена нами во время экспедиционных работ на территории Черновицкой, Херсонской, Черниговской и